dary nonarranged crowded constructions. It reflects a phylogenetic relation and antiquity of certain systematic groups of birds, degree of their food-procuring specialization and type of flight (glide, etc.) as well as the level of the development of general behavioral reactions.

УДК 599.325.2:591.5(571.642)

Г. А. Воронов, А. М. Басарукин

СЕВЕРНАЯ ПИЩУХА (LAGOMORPHA, LAGOMYIDAE) НА САХАЛИНЕ.

СООБЩЕНИЕ 2. РАЗМНОЖЕНИЕ, ПИТАНИЕ И НЕКОТОРЫЕ БИОЦЕНОТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ

Размножение. Подготовка зверьков к размножению начинается в марте, когда в местах обитания вида еще сохраняется снежный покров глубиной 1—1,5 м, едва начавший разрушаться на южных склонах слабооблесенных гор. Зверьки в это время продолжают вести, как и зимой, подснежный образ жизни и на поверхности появляются изредка, чтобы пробежать 10—15 м к убежищу, местам кормления, гнездования или обратно. В начале апреля у самцов, отловленных в подснежных пустотах и ходах, генеративные органы уже значительно увеличены. По сравнению с осенне-зимним периодом масса семенников у них возрастает в 8—10 раз, достигая в среднем (для одного семенника) 286±67,7 мг при размерах 7—18×3—8 мм, а масса придатка — 19—108 (М=60,5±15,4) мг. Сперматогенеза у пищух в начале апреля еще нет. Сперматозоиды появляются у некоторых особей (30 % выборки) лишь с середины апреля (в 1988 г.— 13.04). Везикулы у животных в это время отсутствуют. Впервые они начинают отмечаться у зверьков в III декаде апреля (масса 78—105; М=91,5±5,5 мг). При этом наличие везикул отмечалось у самцов, тестикулы и придатки которых имели не максимальные, а средние размеры и массу. Наибольшего развития генеративные органы самцов достигают в мае — длина и ширина семенников в это время максимально увеличиваются (до 14×8 мм), при массе одного в среднем 422±15,4 мг, придатка семенника — 122,5±15,4 мг, везикул — 175±11,9 мг. У всех особей, исследованных в I декаде мая, отмечается сперматогенез и наличие везикул.

Половые органы самок в апреле еще недоразвиты, но в начале мая также максимально увеличиваются. Длина рогов матки при диаметре 2—2,5 мм достигает 70 мм, масса одного яичника — 30—40 (М=35,5±1,2) мг, что в 5—6 раз выше, чем у особей, отловленных в первой половине апреля и зимой. Судя по состоянию вагинальных мазков, в мае все самки находятся в фазе предтечки или течки. Сперматозоиды, обнаруженные в вагинальном мазке у особи, отловленной 5.05.1988 г., непосредственно свидетельствуют о начавшихся в это время спариваниях пищух.

В июле в уловах встречаются молодые особи текущего года рождения из первого помета (масса 55—102, М=85,6±10,9 г и длина тела 129—147, М=139,3±5,3 мм), перезимовавшие самки на поздней стадии первой и второй беременностей (масса вполне сформировавшихся эмбрионов 4—7,7 (М=5,6±0,5) г, длина их тела — 48—57 (М=51,8±1,1), ступни — 7,6—10,0 (М=8,3±0,3), уха — 3,9—5,2 (М=4,5±0,2) мм) или лактирующие первый и второй выводки, а также взрослые самцы, участвующие в размножении. Самок, принесших более двух пометов за сезон, нами не обнаружено. Третьего помета у пищух на Сахалине, видимо, не бывает, и в июле спаривания зверьков прекращаются. В пользу этого предположения свидетельствуют приведенные выше данные, а также затухание сперматогенеза и начавшаяся атрофия генеративных органов самцов, наблюдающаяся у особей, добытых в конце июля. У животных исчезают везикулы, по сравнению с особями, исследованными в мае, в 2 раза сокращаются размеры и в 6—4 раза — масса семенников и их придатков (в среднем размеры и масса их соответственно снижаются до 7×4 мм, 70±6,1 и 32±2,8 мг).

Судя по количеству эмбрионов и послеплодных пятен в рогах матки, самка в одном помете приносит 3—4 (М=3,6) детенышей. В ноябре—декабре молодые зверьки

по экстерьерным и краниологическим признакам становятся близки к взрослым особям (см. Сообщение 1, Вестн. зоологии. 1992, № 3). Молодые самцы в год своего рождения в размножении, очевидно, не участвуют. Их генеративные органы в летне-осенний период остаются недоразвитыми — размеры семенников 6—3,5×2—4,5 (М=4,7×2,9±±0,2) мм, их масса — 12—62 (М=28±4,2) мг, придатки не развиты, заплывшие жиром, везикул нет.

Приведенные материалы позволяют полагать, что северная пищуха на Сахалине приносит за сезон не более двух пометов, а период размножения у нее, начинаясь с первых спариваний в мае, длится в году 4 мес., заканчиваясь в сентябре выкармливанием молодых особей из последних пометов.

Питание. Наиболее полное представление о питании пищухи можно составить, очевидно, исследуя кормовые запасы, собираемые зверьками в течение всего летне-осеннего периода. Исследуя в различные сезоны года стожки, мы установили, что на Сахалине пищухами запасается 31 вид высших растений, 4 вида мхов, 3 — лишайников и 2 — грибов (таблица). В период цветения зверьками запасается около 20 % общего числа видов кормовых растений, при вегетации — 60, плодоношении — 40 и листопаде — 19 %. Массовые заготовки корма продолжаются в течение 4 мес., с июля по октябрь. Позже (до установления глубокоснежья) кладовые пополняются незначительно и в основном за счет приносимых зверьками единичных веточек хвойных растений — ели, пихты, лиственницы. Строгой избирательности в запасании животными определенных видов растений на Сахалине, как и в других регионах (Кривошеев, 1971; Юдин и др., 1976; Хлебникова, 1978; Чернявский, 1984 и др.) не замечено. Местные сеноставки заготавливают и используют для питания наиболее многочисленные и легкодоступные в угодьях виды растений, мхов, лишайников и грибов. В отличие от популяций Саян (Хлебникова, 1978) и Северной Якутии (Чернявский, 1984), где северная пищуха в процессе жизнедеятельности угнетает и изменяет состав растительных сообществ, на Сахалине подобных явлений не замечено. В октябре — ноябре, перед установлением снежного покрова, даже в местах с максимальной плотностью обитания зверьков (30—60 особей/га), обычно сохраняется довольно мощный травянисто-кустарниковый покров и присутствует разновозрастный подрост. Однако остатки скусанных пищухами древесных, кустарничковых и травянистых растений встречается часто.

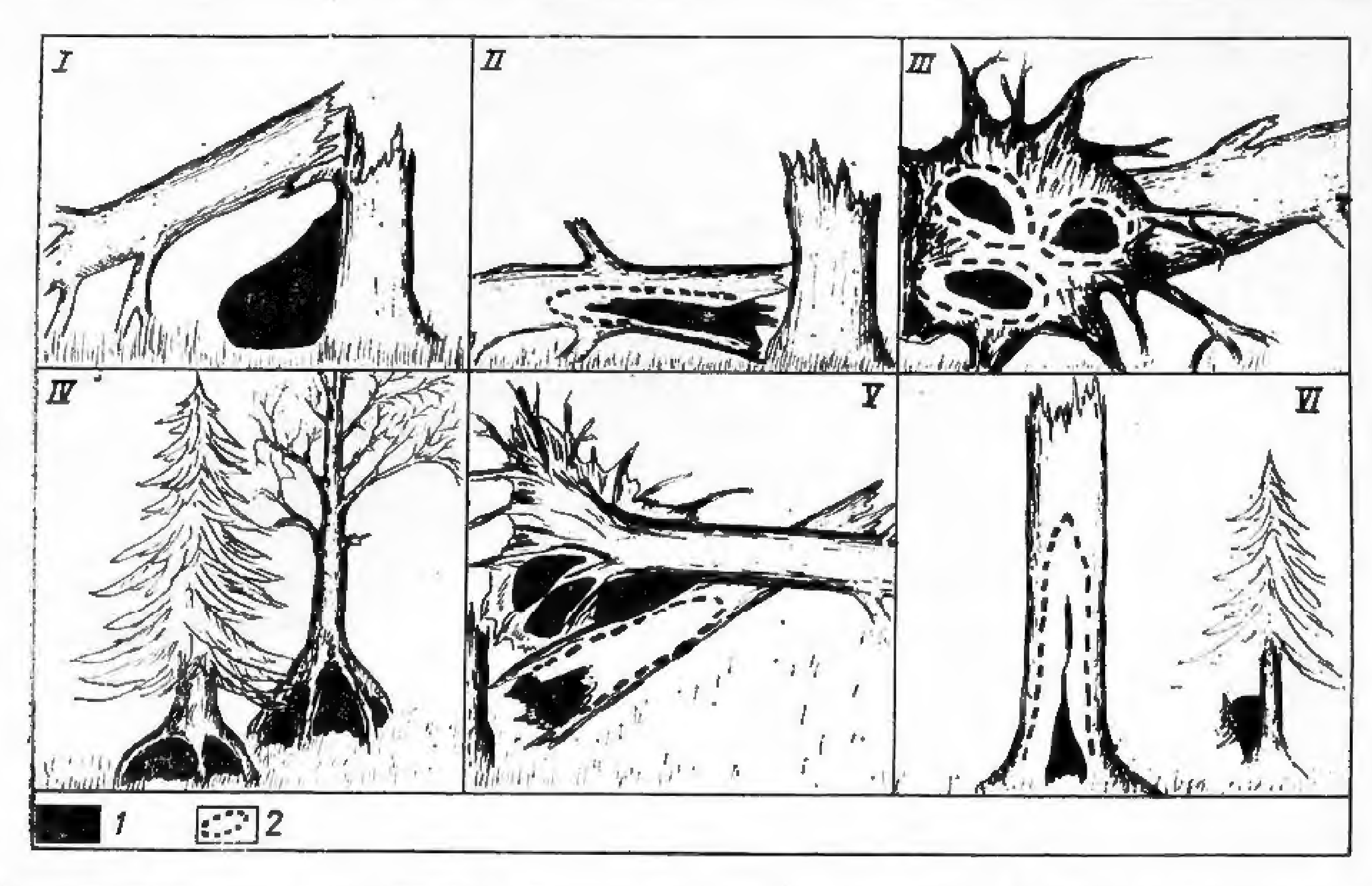
Каждый «стожок» состоит из 3—22 и редко 1—2 видов растений. В последних случаях они обычно складывались из хвоща, листьев ольхи и вейника. Чёткой зависимости между количеством запасаемых видов растений и флористическим составом биотопа, занятого зверьками, не обнаружено. Нередки случаи, когда рядом находящиеся стожки, расположенные в одном ценозе, заметно отличались между собой по количеству и видовому составу растений, входящих в них. Вероятно, это связано с индивидуальной трофической избирательностью зверьков. Наряду с этим есть всё же ряд видов, которые встречаются в стожках чаще и в бóльшем количестве. В их числе хвощ, малина, брусника, дёрен. И, напротив, некоторые вполне обычные и доступные зверькам виды растений оказываются в кладовых хоть и сравнительно часто, но, главным образом, в виде незначительных включений (мхи, ель, пихта, лиственница и др.). В зависимости от района распространения и типа угодий один и тот же вид растений может запасаться зверьками в разных количествах. Так, в тёмнохвойной тайге средней части Сахалина багульник болотный, несмотря на его обычность здесь, встречается в стожках в виде включений, тогда как в лиственничниках северной части острова, где этот вид особенно широко распространен, он занимает до 50 % объема кормов, запасенных в стожках.

Укладывание отдельных видов растений в стожки бывает послойным, порционным и беспорядочным. В первых двух случаях хвощ, как правило, заготавливается первым и располагается в нижнем слое стожка или в самом дальнем углу закрытой кладовой. Стебли кипрея, малины, злаков и других — в середине, а веточки пихты, ели, лиственницы укладываются сверху. Такую «систему» размещения запасаемых растений мы объясняем двумя обстоятельствами: во-первых, поочерёдностью их «укосов», что зависит, очевидно, от сроков достижения отдельными видами растений определенной стадии «зрелости», необходимой для животных и, во-вторых, благоприятной погодой, когда «сено» убирается без дополнительной раскладки его на просушку. «Беспорядочная» же укладка, встречающаяся в стожках заметно реже, происходит, вероятно, при неблагоприятной погоде, когда сушка растений осуществляется в несколько приемов при не-

Видовой состав, количество и сроки запасания растений пищухами Сахалина

Вид	Заготавливаемые части	Фаза развития	Период запасания, месяцы	Встречаемость, % (n=14)	Объем в стожке, % (n=14)		
					n	Lim	M±m
Equisetaceae sp.	в	вег	VII	85	12	2—99,0	43,3±9,2
Rubus sachalinensis	в, г	цв-пл	VII-VIII	43	6	вкл — 95,0	33,8±18,7
Filipendula kamtschatica	в	вег-пл	VII	14	2	вкл — 60,0	30,0±29,8
Vaccinium vitis-idaea	в, г	вег-пл	VIII-IX	29	4	11—65,0	26,0±13,0
Alnus hirsuta	л	лис	VIII-X	35	5	2—90,0	23,4±16,7
Vaccinium hirtum	в	лис	IX	43	6	вкл — 90,0	20,3±14,1
Chamaeperyclymenum canadense	в	вег-пл	VIII-IX	100	14	0,5—50,0	16,5±3,5
Droipteris phegopteris	в	вег	VII-IX	35	5	вкл — 50,0	15,4±8,9
Betula sp.	в	вег-лис	VIII-X	64	9	вкл — 90,0	13,6±9,6
Epilobium palustre	в, г	вег-пл	VII-VIII	21	3	вкл — 35,0	13,3±10,9
Rubus arcticus	в	вег	VII-VIII	14	2	вкл — 20,0	10,0±9,9
Vaccinium uliginosum	в	вег-лис	VIII-IX	43	6	вкл — 40,0	8,6±6,3
Salix sp.	в	лис	IX-X	14	2	вкл — 15,0	7,5±7,4
Calamagrostis langsdorffi	в, г	цв-пл	VII-VIII	71	10	0,5—20,0	5,6±1,7
Carex sp.	в, г	вег-пл	VII-VIII	85	12	вкл — 20,0	5,3±1,5
Rubus chamaemorus	в	вег	V-VIII	29	4	вкл — 12,2	4,0±2,8
Vaccinium praestans	в	пл	VIII-IX	64	9	0,5—25,0	3,7±2,6
Chimaphila umbellata	в	вег	VIII-IX	29	4	вкл — 3,0	1,0±0,6
Pleurozium sp., *Thuidium* sp.	цел	вег	VII-X	64	9	вкл — 3,0	0,7±0,3
Picea microsperma	в	вег	IX-X	35	5	вкл — 2,0	0,7±0,3
Abies sachalinensis	в	вег	IX-X	21	3	вкл — 1,0	0,6±0,2
Lycopodium clavatum	в, г	цв	VII-VIII	14	2	0,5 — 1,0	0,7±0,2
Sorbus sambucifolia	в	вег-пл	VIII-IX	14	2	вкл — 1,2	0,6±0,5
Larix ochotensis	в, г	пл-лис	IX-X	64	9	вкл — 3,0	0,6±0,3
Maianthemum kamtschaticum	в, г	пл	VIII-IX	64	9	вкл — 2,0	0,5±0,2
Cladonia sp., *Cetraria* sp., *Usnea* sp.	цел	вег	VII-X	21	3	вкл — 1,5	0,6±0,4
Linnaea borealis	цел	вег-пл	VIII-IX	57	8	вкл — 2,0	0,3±0,2
Sphagnum sp.	цел	вег	VII-X	50	7	вкл — 0,5	0,1±0,05
Polytrichum sp.	в	вег	VII-X	7	1	вкл	вкл
Ledum palustre	в	вег	VIII-IX	14	2	вкл	вкл
Trientalis europaea	в, г	цв-пл	VII-VIII	29	4	вкл	вкл
Potamogeton sp	в	вег	VII-VIII	50	7	вкл	вкл
Sorbaria sorbifolia	в	вег	VIII-IX	7	1	вкл	вкл
Waldsteinia ternata	в	вег	VII-VIII	21	3	вкл	вкл
Coptis trifolia	в	вег	VII-VIII	7	1	вкл	вкл
Rosa acicularis	в	вег	VII-IX	7	1	вкл	вкл
Ixocomus sp., *Armillariella* sp.	цел	пл	IX-X	35	5	вкл	вкл

Примечания: части растений — в — вегетативные, г — цветки, плоды, л — листья, цел — целые; фаза развития растений — вег — вегетация, цв — цветение, пл — плодоношение, лис — листопад; вкл — единичные растения в виде включений.



Характерные места размещения запасов корма: *1* — кормовые запасы; *2* — границы пустот, заполненных кормом; *I* — стожок под стволом упавшего дерева, *II* — в пустотелой колодине, *III* — в пустотах между корнями дерева, сваленного ветром, *IV* — в пустотах у корней растущих деревьев, *V* — смешанный тип кладовой, *VI* — в пустотелом пне и развилке растущих деревьев.

однократном перекладывании и просушке стожков. В этом случае последние отличаются рыхлостью, производят впечатление специально переворошенных, а растения с разными сроками созревания оказываются размещенными вместе.

Масса одного стожка, взвешенного в естественном состоянии, составляет в ноябре—декабре 0,2—5,3 (*M* = 1,36) кг. Плотность размещения запасов — 20—30 кладовых и стожков на 1 га. Характерные места расположения стожков в лесных угодьях показаны на рисунке, *I*. Запасы II, III и V типов встречаются чаще других. Нередки случаи устройства кладовых внутри охотничьих избушек. В верхнем поясе гор, где обычны скальные выходы и каменистые россыпи, запасы дополнительно располагаются в нишах и трещинах между камнями. Таким образом, устройство «стожков», в буквальном смысле, не совсем типично для сахалинской популяции северной пищухи. Устройство кормовых запасов в дуплах, пустотах между корнями выворотней и других «крытых» местах, безусловно, более рационально с точки зрения их сохранности, поскольку они (в условиях высокой влажности, частых дождей, мокрых снегопадов и сильных ветров на острове) не замокают, постоянно проветриваются и не рассыпаются. Места, удобные для хранения запасов, могут использоваться зверьками в течение ряда лет. На это указывают старые, нередко многолетней давности, остатки корма, служащие обычно основанием для размещения свежих запасов.

Интенсивность использования пищухами запасенного корма зимой не высока. В ноябре—декабре в течение светового дня зверьки посещают кладовые дважды — в 7—12 и 15—18 ч. Ночью здесь не кормятся. Это подтверждается периодичностью попадания животных в капканы, выставленные у запасов. Низкая температура воздуха (до —30 °С) и снегопады без ветра не нарушают периодичности кормления пищух. Одним стожком пользуются до четырех особей. Количество корма, потребляемое за одно кормление особью, не превышает (по содержимому желудка) в сыром виде 7,2 (*M* = 4,5) г, что составляет около 4—5 г «сена».

Проведенные нами расчеты показали, что при двухразовом питании зверьков в сутки, запасов, сделанных на зиму (30 стожков/га, при средней массе каждого 1,36 кг), при указанной норме суточного потребления корма (10 г сена на одну особь), хватит им (при плотности обитания 60 особей/га и питании только запасами) лишь на 2—2,5 мес.

Можно было предположить также, что при сокращении численности пищух вследствие естественного их отхода зимой, продолжительность использования запасов несколько возрастет, но не настолько, чтобы служить оставшимся животным единственным источником питания в течение зимы. Это подтвердилось 4 мес. спустя, когда в апреле, при стаивании снежного покрова, было обнаружено, что в биотопах, заселенных пищухой с плотностью 15—30 особей/га, в 60—70 % кладовых, известных нам с осени, количество корма практически не изменилось или уменьшилось всего лишь на 15—20 % от первоначальной их массы. Только в одной трети наблюдаемых кладовых запасы использовались пищухами довольно интенсивно и к концу апреля были съедены ими на 60—80 %.

В связи с приведенными наблюдениями становится очевидным, что при подснежном обитании, продолжающемся у пищух Сахалина ежегодно около 6 мес. (декабрь—май), потребность в пище удовлетворяется за счет не только запасов, но и других источников. Полевые наблюдения подтверждают это.

Так, в ноябре—декабре, еще при неглубоком снежном покрове, мы неоднократно встречали следы пищух, кормившихся (наряду с питанием запасами) растениями, произрастающими в радиусе 2—3 м от их жилищ и убежищ. В это время они поедали тонкие ветви (диаметром до 2—3 мм) молодых берез, лиственниц, стебли и листья брусники, черники и голубицы. Весной у обтаявших зимних поселений и ходов зверьков вполне обычными были многочисленные остатки выстриженных и недоеденных молодых елей, пихт, берез, лиственниц, а также черники, брусники и канадского дерена. На лесосеках, особенно там, где под снегом остается много порубочных остатков в виде сучьев и вершин лиственниц и берез, кора с них к весне, как правило, бывает сильно обгрызена зверьками. При этом запасы корма в стожках, расположенных рядом, остаются зачастую почти не тронутыми ими.

О питании пищух зимой растениями, находящимися на корню, сообщает также Ю. В. Ревин (1968). По его данным, на Олекмо-Чарском нагорье после стаивания снега, в районе бывших подснежных ходов зверьков открываются значительные пространства, «усыпанные» остатками растений, главным образом брусники, съеденных ими за зиму. Автор приходит к выводу, что в исследованном им районе Якутии «запасы в питании пищухи могут играть лишь вспомогательную роль» (Ревин, 1968, с. 1081). Судя по приведенным нами данным, в питании пищухи Сахалина они имеют, вероятно, такое же второстепенное значение. Во всяком случае наши наблюдения свидетельствуют о том, что в зимний период кормовые запасы не являются для пищухи Сахалина единственным источником корма и примерно половину необходимой пищи зверьки зимой находят в других местах.

Враги и конкуренты. Врагами пищухи на Сахалине теоретически можно считать все местные виды плотоядных животных, обитающих в горных лесах и охотящихся за мелкими млекопитающими. Мы находили остатки пищух в желудках неясытей (*Strix uralensis, S. nebulosa*), канюка (*Buteo buteo*), мохноногого сыча (*Aegolius funereus*), соболя (*Martes zibellina*), лисицы (*Vulpes vulpes*). Видимо, в значительном количестве ее уничтожают горностай (*Mustela erminea*) и ласка (*Mustela nivalis*) — постоянные обитатели поселений пищух, особенно по вырубкам, гарям и в подгольцевой зоне. Ловят этого зверька домашние кошки и собаки. В зимний период видовой состав врагов пищухи сокращается до 5—6 видов — горностай, ласка, соболь, лисица, длиннохвостая неясыть, филин (*Bubo bubo*).

Исследованные нами материалы по питанию соболя и лисицы, собранные в ноябре—декабре (104 образца по питанию соболя и 50 — лисицы), показали значительное участие пищухи в питании указанных хищников. В среднем для осеннего и раннезимнего периодов, в подзоне темнохвойной тайги, встречаемость этого корма у соболя

и лисицы соответствовала 27,7 и 26,5 %. В зависимости от защитных свойств угодий, занятых пищухой, этот показатель варьировал у лисицы от 50 до 1 %, у соболя — 31—10 %. Позже, начиная с середины декабря, когда снежный покров достигает высоты 1—2,5 м и скрывает убежища, жилища, запасы и переходы сеноставок, последние становятся менее доступны указанным хищникам. Это связано с тем, что лисица в это время откочевывает из горных глубокозаснеженных районов, а соболь, хотя и продолжает интенсивно посещать поселения зверьков, добывает их довольно редко. Результаты тропления трех соболей, находившихся под постоянным наблюдением с марта по май 1989 г. показали, что один соболь добывает в это время пищуху примерно один раз в 5—7 дней. Встречаемость остатков этого зверька в экскрементах соболя (n=78) составляла в этот период в среднем 3,7 %. По более ранним материалам со среднего и северного Сахалина (Воронов, 1971), пищуха встречается в питании соболя в 7,4 % исследованных образцов. Таким образом можно считать, что этот вид в осенне-зимний периоды является существенным кормовым объектом для двух основных промысловых видов зверей в горнолесной части Сахалина.

Из трофических конкурентов наиболее тесные контакты с пищухой наблюдаются у двух видов лесных полевок (*Clethrionomys rutilus, C. rufocanus*), зайца-беляка (*Lepus timidus*), кабарги (*Moschus moschiferus*) и северного оленя (*Rangifer tarandus*). В бесснежный период питание указанных животных очень сходно с питанием пищухи по набору используемых кормов. В зимний период у них проявляются признаки комменсализма, выражающиеся в довольно интенсивном использовании кормовых запасов пищух для своего питания. Лесные полевки, например, прикормившись с осени, зимой прокладывают к ним подснежные ходы, и при довольно низкой относительной численности в угодьях их концентрация здесь достигает 50 особей на 100 ловушко-суток). Кабарга, часто посещая запасы сеноставок, выедает из них главным образом хвощ. К наиболее крупным стожкам она набивает тропы. В отдельных случаях, развалив их, она устраивает здесь и лежку. При троплении этих зверей у нас сложилось мнение, что кормовые путики прокладываются ими с расчетом обследования вероятных мест расположения запасов пищух. Аналогичное поведение отмечено у зайца-беляка и северного оленя. По сообщению охотников и охотоведов, северные олени при глубокоснежье часто поедают запасы пищух, раскапывая и разрушая при этом дуплистые пни и колодины, в которых они находятся.

Воронов Г. А. О питании соболей на Сахалине и Курильских островах // Материалы к Всесоюзн. научн.-произв. совещ. по соболю.— Киров, 1971.— С. 144—146.

Кривошеев В. Г. Ochotona alpina Pallas (1773) — алтайская, или северная, пищуха // Млекопитающие Якутии.— М.: Наука, 1971.— С. 115—127.

Ревин Ю. В. О биологии северной пищухи (Ochotona alpina) на Олекмо-Чарском нагорье (Якутия) // Зоол. журн.— 1968.— 47, вып. 7.— С. 1075—1082.

Хлебникова И. П. Северная пищуха в горных лесах Сибири.— Новосибирск.: Наука, 1978.— 120 с.

Чернявский Ф. Б. Млекопитающие крайнего северо-востока Сибири. М.: Наука, 1984.— 388 с.

Юдин Б. С., Галкина Л. И., Потапкина А. Ф. Млекопитающие Алтае-Саянской горной страны.— Новосибирск: Наука, 1976.— 293 с.

Институт морской геологии и геофизики ДВО РАН
(Южно-Сахалинск)

Получено 02.04.90